


УДК 519.63

DOI 10.31429/vestnik-19-1-6-15

Идеальное свободное распределение в модели «хищник–жертва» с трофической функцией Холлинга второго рода

П. А. Зеленчук  ¹ Южный федеральный университет, ул. Большая Садовая, 105/42, Ростов-на-Дону, 344006, Россия Зеленчук Павел Анатольевич; e-mail: zelenchukpavel@mail.ru

На основе системы уравнений типа диффузия–адвекция–реакция представлена модель «хищник–жертва» с трофической функцией Холлинга второго рода, описывающая взаимодействие видов на неоднородном ареале. Найдено стационарное решение, отвечающее сосуществованию хищников и жертв, обладающее свойством идеального свободного распределения (ИСР). Приведены условия устойчивости стационарного решения, при нарушении которых система переходит либо к осциллирующему режиму, либо к решению без хищника. Рассмотрено поведение модели при вариациях коэффициента Холлинга и показателя степени n в функции роста жертвы. Представлены результаты вычислительного эксперимента на основе модифицированного метода смещенных сеток, реализованного в среде MATLAB. Показана устойчивость решения ИСР к малым возмущениям параметров системы.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА популяционная динамика, идеальное свободное распределение, модель хищник–жертва, уравнение диффузии–адвекции–реакции, функциональный отклик Холлинга второго рода, неоднородная среда обитания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ Исследование не имело спонсорской поддержки.


ПОЛУЧЕНО 9 февраля 2022 г. **ПРИНЯТО** 17 февраля 2022 г. **ПУБЛИКАЦИЯ** 30 марта 2022 г.

ЦИТИРОВАНИЕ Зеленчук П. А. Идеальное свободное распределение в модели «хищник–жертва» с трофической функцией Холлинга второго рода // Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества. 2022. Т. 19. № 1. С. 6–15. DOI 10.31429/vestnik-19-1-6-15

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

© Автор(ы), 2022. Статья открытого доступа, распространяется по лицензии [Creative Commons Attribution 4.0 \(CC BY\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

The Ideal Free Distribution in a “Predator–Prey” Model with Holling Type II Functional Response

Pavel A. Zelenchuk ¹ South Federal University, Bol'shaya Sadovaya str., 105/42, Rostov-on-Don, 344006, Russia Pavel A. Zelenchuk; e-mail: zelenchukpavel@mail.ru

This work describes the predator-prey system in the heterogeneous ring habitat. The model is based on reaction–diffusion–advection equations with Holling functional response type II. The heterogeneity of the habitat is determined by the function of prey resource. The system equations model multifactor taxis of both species, taking into account various laws of prey growth. Stationary solution for two coexisting species corresponding to the Ideal Free Distribution (IFD) is analyzed. The boundaries of the stability of this solution are found. Relations between diffusion and taxis coefficients are established at which the IFD is realized. The behavior of the predator–prey system has been studied for various values of the Holling coefficient and power n in the prey's growth function. Numerical analysis of equations based on the finite difference method and shifted grids is implemented in MATLAB software. Transformations of the IFD at the stationary solution due to small parameters deviation are studied.

KEYWORDS population dynamics, Ideal Free Distribution, predator–prey model, reaction–diffusion–advection equation, Holling type II functional response, heterogeneous habitat.

FUNDING The study did not have sponsorship.

RECEIVED 9 February 2022. **ACCEPTED** 17 February 2022. **PUBLISHED** 30 March 2022.

CITE AS Zelenchuk P. A. The ideal free distribution in a “predator–prey” model with Holling type II functional response. *Ecological Bulletin of Research Centers of the Black Sea Economic Cooperation*, 2022, vol. 19, no. 1, pp. 6–15. DOI 10.31429/vestnik-19-1-6-15

The author declare no competing interests.

© The Author(s), 2022. The article is open access, distributed under [Creative Commons Attribution 4.0 \(CC BY\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) license.

Введение

Описание биофизических процессов посредством математических моделей является неотъемлемой частью современной биологии, океанологии, экологии и других наук [1]. В условиях непрерывно изменяющейся экологической ситуации [2, 3], приводящей порой к исчезновению отдельных биологических видов [3, 4], дополнительную актуальность приобретает проблема моделирования взаимодействующих популяций. Качественные математические модели в этом случае помогают не только анализировать поведение видов на ареале, но и прогнозировать их динамику, выявляя наиболее общие закономерности [5]. Особый интерес представляют среды обитания с пространственной неоднородностью, вызванной теми или иными причинами. Гетерогенность среды приводит к неравномерному распределению особей вдоль ареала и влияет на приспособленность вида в целом в ходе естественного отбора.

С математической точки зрения моделирование биологических систем, неравномерно распределенных на гетерогенном ареале, наиболее адекватно дается дифференциальными уравнениями в частных производных [1, 5]. В последнее время наиболее широко используются уравнения диффузии-адвекции-реакции [6], позволяющие учитывать случайные и направленные движения особей популяции [7]. При этом большое внимание уделяется выявлению таких стратегий поведения вида, которые обладают глобальной эволюционной устойчивостью [8]. Одной из таких стратегий является концепция идеального свободного распределения [9], дающая ряд конкурентных преимуществ в борьбе за существование [10].

Идеальное свободное распределение для двух биологических видов, взаимодействующих по принципу «хищник–жертва» при многофакторном таксисе описано в [11] и состоит преимущественно в том, что оба вида распределяются по ареалу в соответствии с функцией доступного ресурса жертвы.

В данной работе рассматривается вопрос о существовании идеального свободного распределения на неоднородном кольцевом ареале в модели «хищник–жертва» с трофической функцией Холлинга второго рода.

1. Пространственно-временная модель системы «хищник–жертва»

Модель взаимодействия жертвы $u(x, t)$ и хищника $v(x, t)$ на неоднородном кольцевом ареале $\Omega = [0, 1]$ может быть описана системой уравнений диффузии-адвекции-реакции [11, 12]

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -q'_1 + uF_1, \quad \frac{\partial v}{\partial t} = -q'_2 + vF_2, \quad (1.1)$$

с условием периодичности

$$\begin{aligned} u(0, t) &= u(1, t), & q_1(0, t) &= q_1(1, t), \\ v(0, t) &= v(1, t), & q_2(0, t) &= q_2(1, t), \end{aligned} \quad (1.2)$$

где q_1, q_2 — потоки, учитывающие случайное (диффузия) и направленное (таксис) движение жертвы и хищника соответственно [11]:

$$q_1 = -k_1 u' + u\alpha_1 Q'_1 - u\beta_1 Q'_2, \quad q_2 = -k_2 v' + v\beta_2 Q'_3. \quad (1.3)$$

здесь k_1, k_2 — коэффициенты диффузии, $\alpha_1, \beta_1, \beta_2$ — коэффициенты таксиса, а функции Q_i ($i = 1, 2, 3$) отвечают за направленное движение жертвы на ресурс, жертвы от хищника и хищника на жертву соответственно. Взаимодействие видов (реакция) с трофической функцией (функциональный отклик) Холлинга второго рода [13] определяется как

$$F_1 = \eta_1 f_n(u) - \frac{\mu_1 v}{1 + Cu}, \quad F_2 = -\eta_2 + \frac{\mu_2 u}{1 + Cu}, \quad (1.4)$$

где $\eta_1, f_n(u)$ — коэффициент и полиномиальная функция роста жертвы, причем

$$f_n(u) = u^n \left(1 - \frac{u}{p}\right), \quad n = 0, 1, 2, \dots, \quad (1.5)$$

где $p = p(x)$ — неравномерно распределенный вдоль ареала ресурс жертвы. Коэффициенты μ_1, μ_2 при трофической функции определяют соответственно убыль жертвы и прирост хищника, C — параметр Холлинга, характеризующий инертность хищника [13], а коэффициент η_2 — отвечает за его смертность.

При изменении n выражение (1.5) дает различные законы роста популяции жертвы: при $n = 0$ — логистический, при $n = 1$ — гиперболический и т.д.

Отметим, что все коэффициенты, входящие в уравнения (1.1)–(1.5), являются неотрицательными и постоянными (не зависящими от координаты и времени), а кольцевой ареал достаточно часто встречается в реальной окружающей среде [14], например, обитаемая часть береговой линии вокруг озера.

Проведя замену [12]

$$\eta_1 t \rightarrow t, \quad \frac{\mu_1 v}{\eta_1} \rightarrow v, \quad \lambda = \frac{\eta_2}{\eta_1}, \quad B = \frac{\mu_2}{\eta_1}, \quad (1.6)$$

придем к системе с меньшим число параметров

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -q'_1 + u \left[f_n(u) - \frac{v}{1 + Cu} \right], \quad \frac{\partial v}{\partial t} = -q'_2 + v \left[-\lambda + \frac{Bu}{1 + Cu} \right], \quad (1.7)$$

дополняемой условиями периодичности (1.2). В данном случае параметр λ выступает в роли обобщенного коэффициента смертности хищника, а параметр B — в роли аналогичного коэффициента роста.

2. Локальная модель системы «хищник–жертва»

В работе [12] было показано, что система вида (1.7), для случая $n = 1$, даже в отсутствии потоков может описывать пространственное распределение видов по ареалу. Однако наиболее корректные свойства, соотносящиеся со свойствами реальных систем, модель приобретает в предположении, что

$$B = b/p(x), \quad C = c/p(x), \quad (b, c - \text{const}). \quad (2.1)$$

Опираясь на этот результат, рассмотрим систему (1.7), при отсутствии потоков

$$\frac{du}{dt} = u \left[f_n(u) - \frac{pv}{p + cu} \right], \quad \frac{dv}{dt} = v \left[-\lambda + \frac{bu}{p + cu} \right]. \quad (2.2)$$

Анализ последней системы с помощью аппарата динамических систем на фазовой плоскости показывает, что она имеет несколько стационарных решений. Первое, тривиальное решение $(u, v) = (0, 0)$ является неустойчивым. Второе, решение без хищника $(p, 0)$ — устойчиво при выполнении условия

$$\lambda < \frac{b}{1 + c}. \quad (2.3)$$

Третье решение, отвечающее совместному существованию двух видов:

$$u = \frac{\lambda p}{b - \lambda c}, \quad v_n = \frac{\lambda^n p^n b}{(b - \lambda c)^{n+1}} \left(1 - \frac{\lambda}{b - \lambda c} \right). \quad (2.4)$$

Пределом устойчивости этого решения справа является (2.3), а слева

$$\lambda > \frac{b \left\{ -[n + 1 + (n - 1)c] + \sqrt{4nc(1 + c) + [n + 1 + (n - 1)c]^2} \right\}}{2c(1 + c)}, \quad (2.5)$$

причем, при нарушении условия (2.5) возникает предельный цикл (кроме случая $n = 0$), сопровождающийся колебаниями популяций жертвы и хищника.

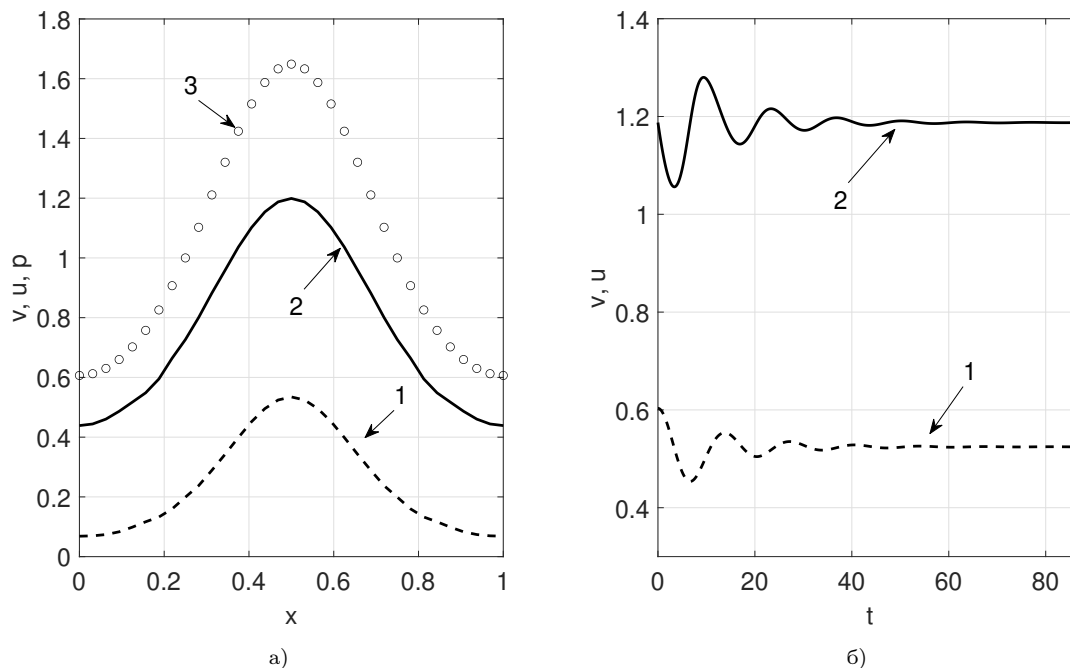


Рис. 1. Плотности популяций хищника (кривые 1) и жертвы (кривые 2) при $\lambda = 0,8; c = 1; b = 1,5$: а) в зависимости от координаты для стационарного состояния в сравнении с ресурсом жертвы (кривая 3); б) в зависимости от времени (средняя точка ареала), для возмущенного состояния ($u_b = u + \varepsilon$)

В качестве иллюстрации, на примере третьего, наиболее интересного с практической точки зрения решения, на рис. 1 приведено распределение видов вдоль ареала в сравнении с распределением ресурса жертвы для стационарного состояния (рис. 1а) и показана его устойчивость при малых ($\varepsilon \sim 5\%$) возмущениях плотности популяции жертвы (рис. 1б). Функция ресурса жертвы задавалась выражением

$$p(x) = \exp\left(\frac{\cos(\pi + 2\pi x)}{2}\right). \quad (2.6)$$

Расчеты проводились для функции роста $f_n(u)$ с показателем $n = 2$.

Отметим, что с ростом n интервал изменения параметра λ , при котором решение (2.4) сохраняет свою устойчивость, сужается, нижняя граница (2.5) начинает приближаться к верхней границе (2.3). Аналогичное влияние на решение (2.4) оказывает и параметр Холлинга c . Так, при его возрастании (при прочих равных условиях) величина популяции хищника сокращается, а жертвы, наоборот, увеличивается (рис. 2а). Это объясняется тем, что при больших значениях c хищник затрачивает больше времени на поиск, поимку, поглощение и перерабатывание жертвы [13]. На рис. 2б приведена зависимость ширины интервала $\Delta\lambda$ от величины c , где $\Delta\lambda$ находится как разность между значениями $\Delta\lambda = \lambda_{10} - \lambda_{12}$ ($\lambda_{10} > \lambda_{12}$), определяемыми по формулам (2.3) и (2.5) соответственно. Вычисления производились при значениях других параметров равных: $n = 2; b = 1,5$. Из графика видно, что при увеличении n и c диапазон устойчивости стационарного решения (2.4) уменьшается до катастрофически малой величины.

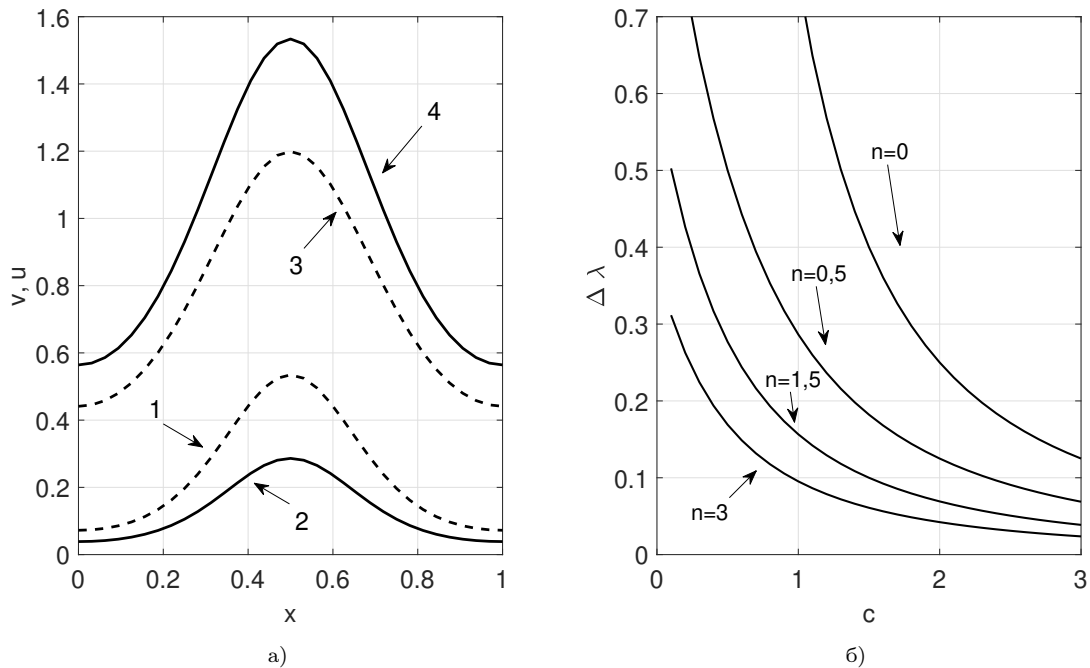


Рис. 2. Влияние параметра Холлинга c , на решение (2.4): а) распределение популяции хищника (кривые 1 и 2) и жертвы (кривые 3 и 4) на ареале для значений параметра $c = 0, 5$ и $c = 0, 8$ (соответственно); б) изменение ширины интервала устойчивости стационарного решения (2.4)

3. Идеальное свободное распределение в модели с потоками

Для получения идеального свободного распределения в полной модели с потоками (при $n = 1$) необходимо, чтобы функции Q_i ($i = 1, 2, 3$) имели вид [11]

$$Q_1 = \ln p, \quad Q_2 = \ln v, \quad Q_3 = \ln u. \quad (3.1)$$

Очевидно, для полной системы (1.1) стационарное решение (2.4) будет иметь место только, если потоки q_1, q_2 , определяемые выражением (1.3), обратятся в нуль. Таким образом, подставляя (2.4) в (3.1), а затем (3.1) — в (1.3), вычисляя производные и вынося за скобку общий множитель, будем иметь

$$\frac{\lambda p'}{b - \lambda c} [k_1 - \alpha_1 + n\beta_1] = 0, \quad \frac{\lambda^n b p^{n-1} p'}{(b - \lambda c)^{n+1}} \left(1 - \frac{\lambda}{v - \lambda c}\right) [nk_2 - \beta_2] = 0, \quad (3.2)$$

откуда найдем условие для потоковых коэффициентов, стоящих в квадратных скобках, удовлетворяющее стационарному решению (2.4),

$$k_1 = \alpha_1 - n\beta_1, \quad k_2 = \frac{\beta_2}{n}. \quad (3.3)$$

Видно, что в выражениях (3.1) и (3.3), необходимых для получения ИСР, не фигурирует параметр Холлинга c .

Решим задачу (1.1)–(1.2) на кольцевом одномерном ареале для случая $n = 2$ численно. Используем для этого модификацию метода смещенных сеток, детально описанного в работах [12, 15], суть которого состоит в том, что после аппроксимации исходной системы дискретные аналоги выражений для плотностей популяций и потоков ищутся в узлах основной и смещенной

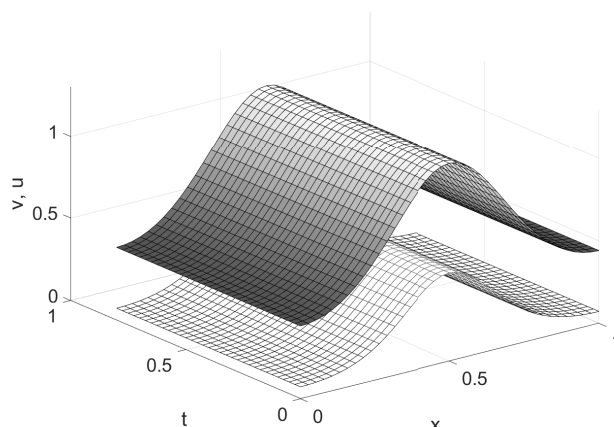


Рис. 3. Пространственно–временное распределение видов $u(x, t)$, $v(x, t)$ системы (1.1) при стационарном решении (2.4)

сетки соответственно. После этого полученная система обыкновенных дифференциальных уравнений интегрируется методом Рунге–Кутты 4-го порядка. Метод реализован в среде MATLAB.

4. Результаты

Вычислительный эксперимент для системы (1.1)–(1.2) при различных значениях входящих в нее параметров подтвердил наличие ИСР и стационарного решения для сосуществующих видов хищника и жертвы. На рис. 3 представлено пространственно–временное распределение видов при: $k_1 = k_2 = 0, 1$; $\alpha_1 = 0, 3$; $\beta_1 = 0, 1$; $\beta_2 = 0, 2$; $n = 2$; $b = 1, 5$; и $\lambda = 0, 8$; $c = 0, 5$.

Также было рассмотрено изменение ИСР при малых отклонениях потоковых параметров. На рис. 4–6 приведено изменение ИСР двух видов вдоль ареала в сравнении с ресурсом жертвы (а) и распределения нормированных к ресурсу $p(x)$ плотностей популяций хищника и жертвы (б). При увеличении коэффициента α_1 таксиса жертвы, направленного на ресурс, происходит перераспределение плотности популяций (рис. 4) в сторону максимального значения $p(x)$, что приводит к росту численности хищников и жертв по центру ареала и ее снижению на краях ареала.

Аналогичная ситуация, только уже со снижением численности популяций обоих видов, происходит при увеличении коэффициента диффузии жертвы k_1 (рис. 5). Диффузия стремится равномерно распределить жертву по ареалу, понижая ее максимальное значение в центральной его части. Вслед за жертвой происходит и перераспределение хищника. Отметим, что в обоих случаях, как при изменении α_1 , так и k_1 , распределения видов трансформировались сонаправленно, в сторону одновременного увеличения или уменьшения величины популяций по направлению к максимуму ресурса жертвы. Однако при увеличении коэффициента диффузии жертвы k_2 ситуация кардинально меняется (рис. 6). Вследствие диффузии хищник «скатывается» к краям ареала, что приводит к сокращению в этих местах популяции жертвы и ее росту по центру, где хищника стало меньше.

Оставшиеся варианты отклонения распределения видов от ИСР качественно не отличаются от вышеописанных трех и здесь не приводятся.

Интересным является вопрос: сохранится ли ИСР при значениях параметра λ , приводящих к автоколебательному режиму? Ответ на этот вопрос дает рис. 7, на котором показано пространственно–временное распределение видов при нарушении условия (2.5). Вычисления производились при малом возмущении численности популяции хищника для случая: $n = 2$;

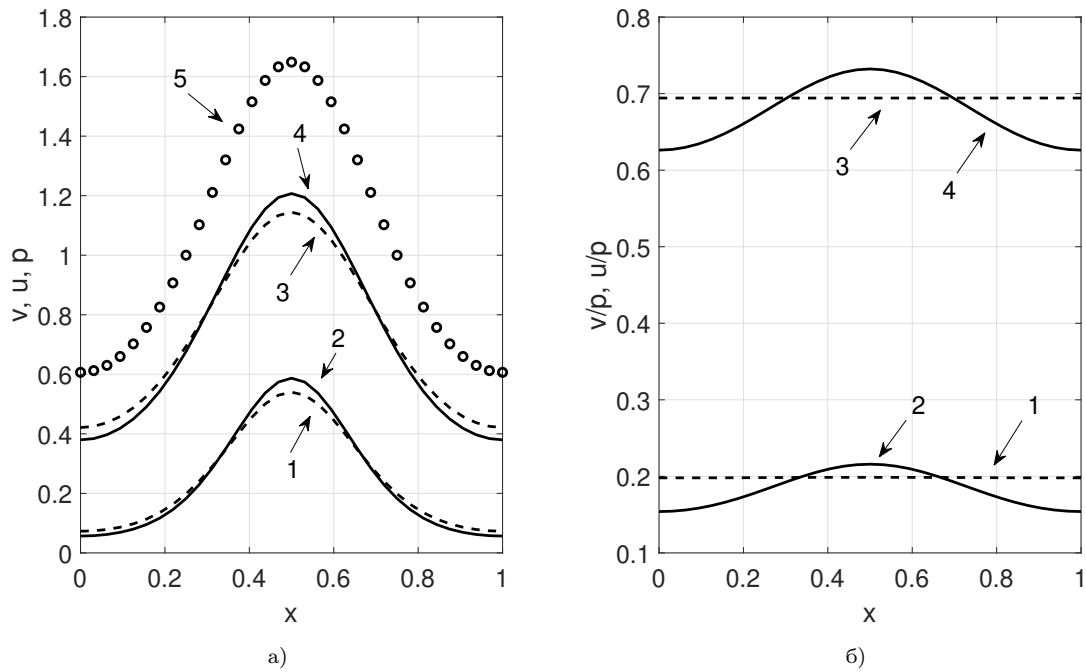


Рис. 4. Трансформация ИСР при возмущении коэффициента таксиса α_1 : а) u, v в сравнении с ресурсом жертвы (кривая 5); б) распределение нормированных к ресурсу $p(x)$ популяций; хищник (кривые 1 и 2) и жертва (кривые 3 и 4) при $\alpha_1 = 0,3$ и $\alpha_1 = 0,35$ соответственно

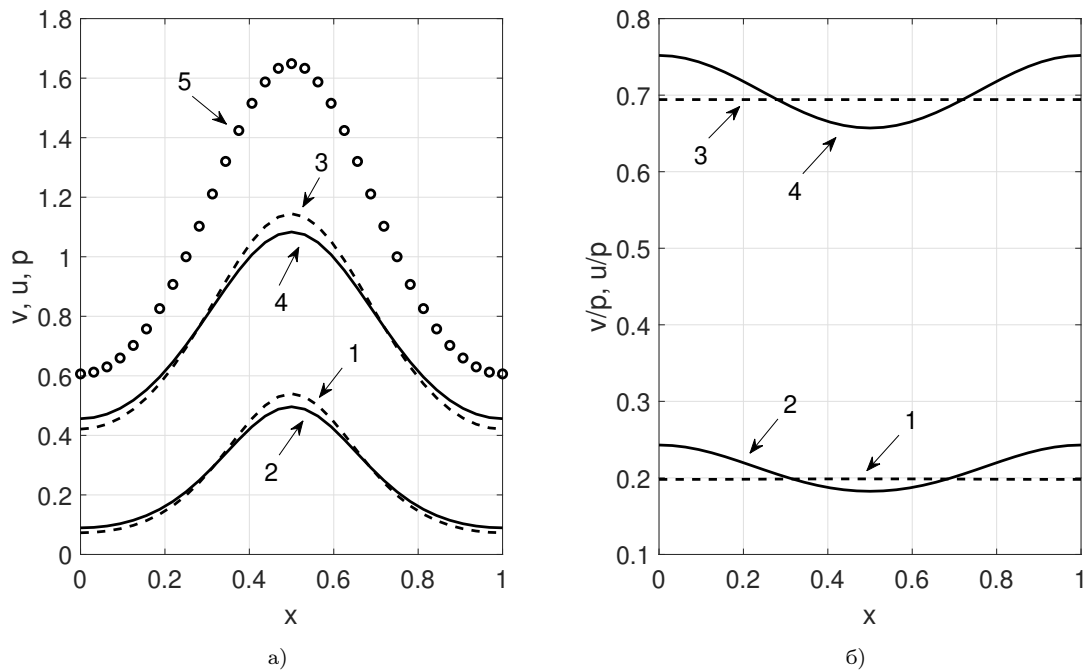


Рис. 5. Трансформация ИСР при возмущении коэффициента диффузии k_1 : а) u, v в сравнении с ресурсом жертвы (кривая 5); б) распределение нормированных к ресурсу $p(x)$ популяций; хищник (кривые 1 и 2) и жертва (кривые 3 и 4) при $k_1 = 0,1$ и $k_1 = 0,15$ соответственно

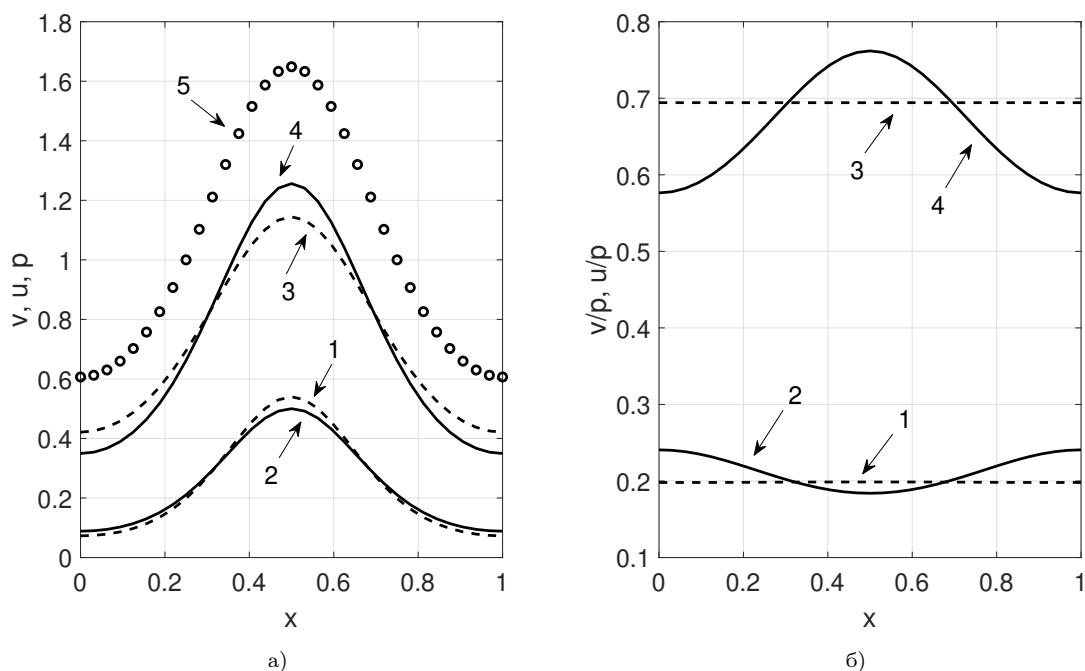


Рис. 6. Трансформация ИСР при возмущении коэффициента диффузии k_2 : а) u, v в сравнении с ресурсом жертвы (кривая 5); б) распределение нормированных к ресурсу $p(x)$ популяций; хищник (кривые 1 и 2) и жертва (кривые 3 и 4) при $k_2 = 0, 1$ и $k_2 = 0, 15$ соответственно

$b = 1, 5$; $\lambda = 0, 72$; $c = 0, 5$; $\alpha_1 = 0, 3$; и $k_1 = k_2 = 0, 1$; $\beta_2 = 0, 2$. Видно, что обе популяции сохраняют пространственное распределение, совершая колебания во времени. С некоторого момента колебания перестают нарастать и выходят на стационарный режим.

Заключение

Рассмотрена модель системы «хищник–жертва» с трофической функцией Холлинга второго рода, построенная на основе нелинейных параболических дифференциальных уравнений в частных производных типа диффузия–адвекция–реакция. Показано, что система обладает стационарным решением, удовлетворяющим сосуществованию хищников и жертв как при отсутствии потока, так и при его наличии. Установлено, что данное решение обладает свойством ИСР (распределения популяций жертвы и хищника коррелируют с неравномерно распределенным ресурсом жертвы). Найдены условия устойчивости стационарного решения, при нарушении которых система переходит либо к осциллирующему режиму ($\lambda < \lambda_{12}$), либо к решению без хищника ($\lambda > \lambda_{10}$). Исследование влияния параметра Холлинга c на модель показало, что с его ростом интервал устойчивости стационарного решения $\Delta\lambda$ сокращается. Аналогичная ситуация наблюдается и при увеличении показателя степени n в функции роста жертвы.

Найдены условия для потоковых коэффициентов, при которых стационарное решение (2.4) полной системы (1.1)–(1.2) отвечает ИСР. Проведенный численный эксперимент на основе модифицированного метода смещенных сеток продемонстрировал устойчивость решения ИСР к малым возмущениям параметров системы. Показано, что переход к осциллирующему режиму не искажает ИСР.

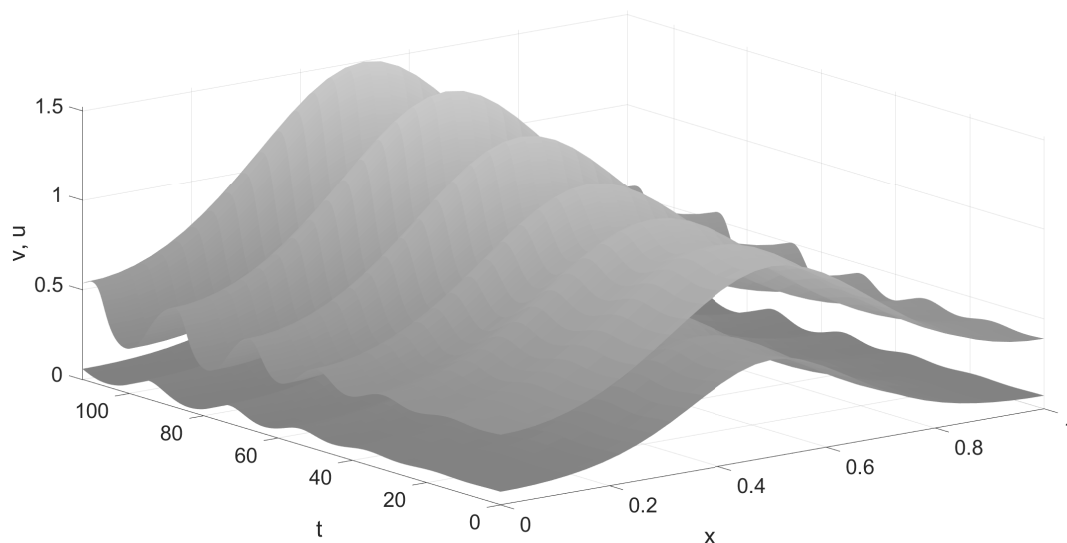


Рис. 7. Пространственно–временное распределение видов $u(x,t)$, $v(x,t)$ системы (1.1) при нарушении условия (2.5)

Литература [References]

1. Ризниченко Г. Ю. *Математическое моделирование биологических процессов. Модели в биофизике и экологии*, Юрайт, Москва, 2020. [Riznichenko G. Y. *Matematicheskoe modelirovanie biologicheskikh protsessov. Modeli v biofizike i ekologii = Mathematical modeling of biological processes. Models in biophysics and ecology*, Yurayt, Moscow, 2020. (in Russian)]
2. Безуглова О. С., Назаренко О. Г., Ильинская И. Н. Динамика деградации земель в Ростовской области. *Аридные экосистемы*, 2020, т. 26, № 2(83), с. 10–15. [Bezuglova O. S., Nazarenko O. G., Pjinskaya I. N. Land degradation dynamics in Rostov oblast. *Arid Ecosystems*, 2020, vol. 10, no. 2, pp. 93–97. (in Russian)] DOI [10.1134/S207909612002002X](https://doi.org/10.1134/S207909612002002X)
3. Литвинская С. А. Состояние популяций редких видов азовской прибрежной зоны. В: *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: Мат. XXI Междунар. науч. конф.*, Изд-во ООО «КЕП», 2020, с. 184–186. [Litvinskaya S. A. State of populations of rare species of the Azov coastal zone. In: *Biologicheskoye raznoobraziye Kavkaza i Yuga Rossii: Materialy XXI Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii = Biological diversity of the Caucasus and the South of Russia: Abstr. of the XV International conf.*, ООО “КЕП” Publ., 2020, pp. 184–186. (in Russian)]
4. Cruz C., Santulli–Sanzo G., Ceballos G. Global patterns of raptor distribution and protected areas optimal selection to reduce the extinction crises. *Proc. of the National Academy of Sciences of the USA*, 2021, vol. 118, iss. 37, pp. 1–8.
5. Murray J. D. *Mathematical biology. II: Spatial models and biomedical applications*. Springer, New York, NY, 2003. 814 p.
6. Cosner C. Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, 2014, vol. 34, iss. 5, pp. 1701–1745.
7. Будянский А. В., Цибулин В. Г. Моделирование многофакторного таксиса в системе «хищник–жертва». *Биофизика*, 2019, т. 64, № 2, с. 343–349. [Budyansky A. V., Tsybulin V. G. Modeling of multifactor taxis in a predator–prey system. *Biophysics*, 2019, vol. 64, no. 2, pp. 256–260. (in Russian)] DOI [10.1134/S0006350919020040](https://doi.org/10.1134/S0006350919020040)
8. Cantrell R. S., Cosner C., Deangelis D. L., Padron V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy. *Journal of Biological Dynamics*, 2007, vol. 1, no. 3, pp. 249–271.
9. Cressman R., Garay G., Krivan V. Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple–species environments. *American Naturalist*, 2004, vol. 164, no. 4, pp. 473–489.
10. Cantrell R. S., Cosner C., Martinez S., Torres N. On a competitive system with ideal free dispersal. *Journal of Differential Equations*, 2018, vol. 265, no. 8, pp. 3464–3493.

11. Зеленчук П. А., Цибулин В. Г. Идеальное свободное распределение в модели «хищник–жертва» при многофакторном таксисе. *Биофизика*, 2021, т. 66, № 3, с. 546–554. [Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G. The ideal free distribution in a Predator–Prey model with multifactor taxis. *Biophysics*, 2021, vol. 66, no. 3, pp. 464–467. (in Russian)] DOI [10.1134/S0006350921030246](https://doi.org/10.1134/S0006350921030246)
12. Цибулин В. Г., Ха Т. Д., Зеленчук П. А. Нелинейная динамика системы хищник–жертва на неоднородном ареале и сценарии локального взаимодействия видов. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2021, т. 29, № 5, с. 751–764. [Tsybulin V. G., Ha T. D., Zelenchuk P. A. Nonlinear dynamics of the Predator–Prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Prikladnaya Nelineynaya Dinamika = News of Higher Educational Institutions. Applied Nonlinear Dynamics*, 2021, vol. 29, no. 5, pp. 751–764. (in Russian)]
13. Тютюнов Ю. В., Титова Л. И. От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций. *Журнал общей биологии*, 2018, т. 79, № 6, с. 428–448. [Tyutyunov Yu. V., Titova L. I. From Lotka–Volterra to Arditì–Ginzburg: 90 years of evolving throphic functions. *Zhurnal Obshchey Biologii = Journal of General Biology*, 2018, vol. 79, no. 6, pp. 428–448. (in Russian)] DOI [10.1134/S004445961806009X](https://doi.org/10.1134/S004445961806009X)
14. Базыкин А. Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*, Москва, Наука, 1985. [Bazykin A. D. *Matematicheskaya biofizika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy = Mathematical biophysics of interacting populations*, Moscow, Nauka, 1985. (in Russian)]
15. Будянский А. В. Влияние направленной миграции на заполняемость ареала в системе «хищник–жертва». *Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества*, 2020, т. 17, № 3, с. 6–12. [Budyansky A. V. Influence of directed migration on the occupancy of the area in the “predator–prey” system. *Ekologicheskiy vestnik nauchnykh tsentrov Chernomorskogo ekonomicheskogo sotrudnichestva = Ecological Bulletin of Research Centers of the Black Sea Economic Cooperation*, 2020, vol. 17, no. 3, pp. 6–12. (in Russian)] DOI [10.31429/vestnik-17-3-6-12](https://doi.org/10.31429/vestnik-17-3-6-12)